植 物 分 类 与 资 源 学 报　2015, **37** (4): 376~388
Plant Diversity and Resources　DOI: 10.7677/ynzwyj201514173

中国和越南秋海棠属种子微形态特征及其系统学意义*

杨珍珍[1,2]，陈文红[1]，税玉民[1**]
(1 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室，昆明　650201；
2 中国科学院大学，北京　100049)

摘要：利用光学显微镜（Light Microscope）和电子显微镜（Scanning Electron Microscope）对中国和越南产47种秋海棠属（*Begonia* Linn.）种子的结构和表皮纹饰进行了观察并赋值分析。种子形状为椭球状、倒卵状和宽倒卵状，尺寸差异明显。种盖形状分为短棒状（Short-claviform）、火山口状（Broadly nipple-shaped）和坛口状（Obtuse）。纹饰分为条纹状（Straight striae）、波浪状纹（Undulated striae）、圆点状纹（Rounded Punctum）和人字状纹（Herringbone-shaped Punctum）。主成分分析和聚类分析的结果显示中国秋海棠属种类基于种子纹饰和结构等性状的聚类结果与基于胎座等性状划分的组不完全一致，但种子表面纹饰在种内具有一定的稳定性；种盖形状及种皮纹饰在形态相似种间有一定的差异。种子形态与其传播方式紧密相关，可能是对生境及传播方式的适应。

关键词：秋海棠属；种子；纹饰；系统学；分类学
中图分类号：Q 944，Q 949　　**文献标志码**：A　　**文章编号**：2095-0845(2015)04-376-13

Seed Micromorphology and Its Taxonomic Significance of *Begonia* (Begoniaceae) in China and Vietnam

YANG Zhen-zhen[1,2], CHEN Wen-hong[1], SHUI Yu-min[1**]
(1 *Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650201, China; 2 *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: The seed morphology of 47 species in *Begonia* in China and Vietnam were examined under Light Microscope (LM) and Scanning Electron Microscope (SEM), respectively. Seed varied from ellipsoidal to obovoid, sometimes broadly obovoid shape with large variation in size. The shape of operculum could be classified into three types: short-claviform, broadly nipple-shaped and obtuse. There are four types of epidermal ornamentations: straight striae, undulated striae, rounded punctum and herringbone-shaped punctum. The principal component analysis and hierarchical cluster analysis revealed that the classification of *Begonia* based on the seed micromorphology was incompletely consistent with the traditional classification on the section level based on the placenta; the ornamentation of seeds showed stability in different populations of a species; the operculum shape shows a considerable difference among morphologically similar species. Seed morphological characters may relate to the dispersal patterns which showed an adaptation to the living environment.

Key words: *Begonia*; Seed; Ornamentation; Systematics; Taxonomy

秋海棠科（Begoniaceae）隶属于秋海棠目（Begoniales），是广布于热带和亚热带地区中的等大小的科，本科迄今为止是一个孤立的演化小分支，主体是秋海棠属（吴征镒等，2003），秋

* 基金项目：国家自然科学基金项目（31070174）
** 通讯作者：Author for correspondence; E-mail: ymshui@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2014-12-19，2015-03-11 接受发表
作者简介：杨珍珍（1990-）女，硕士研究生，主要从事植物系统分类学研究。E-mail: yangzhenzhen@mail.kib.ac.cn

海棠科包括两个属，分别是秋海棠属（*Begonia* Linn.）和希尔布朗属（*Hillebrandia* Oliv.）。秋海棠属全世界约有 66 组 1 500 多种（Smith 等，1986；Doorenbos 等，1998；Forrest 和 Hollingsworth，2003；Hughes，2008），而中国分布约 173 种，*Flora of China* 出版之后相继发表 20 余种，如 *Begonia intermedia* D. K. Tian & Y. H. Yan，故目前中国约有 190 余种，9 组（谷粹芝，1999；Shui 等，2002；Ku 等，2007；Tian 等，2014，Peng 等，2005a，b）。

谷粹芝等（1999）根据子房室数和胎座形态将中国秋海棠属分为六组，分别为（1）侧膜胎座组（*Begonia* sect. *Coelocentrum* Irmsch.）、（2）秋海棠组（*Begonia* sect. *Begonia*）、（3）单座组（*Begonia* sect. *Reichenheimia*（Klotzsch）A. DC.）、（4）四室组（*Begonia* sect. *Sphenanthera* A. DC.）、（5）多室组（*Begonia* sect. *Pleiothece* T. C. Ku）、（6）二室组（*Begonia* sect. *Platycentrum*（Klotzsch）A. DC.）。由于秋海棠属的亲缘关系复杂，根据果实和胎座形状，Shui 等（2002）又将在中国分布的秋海棠属植物分为了 9 组，分别为（1）侧膜组（*Begonia* sect. *Coelocentrum*）、（2）等翅组（*Begonia* sect. *Petermannia*（Klotzsch）A. DC.）、（3）小花组（*Begonia* sect. *Alicida* C. B. Clarke）、（4）东亚秋海棠组（*Begonia* sect. *Diploclinium*（Wight）A. DC.）、（5）单座组（*Begonia* sect. *Reichenheimia*）、（6）小秋海棠组（*Begonia* sect. *Parvibegonia* A. DC.）、（7）扁果组（*Begonia* sect. *Platycentrum*）、（8）棒果组（*Begonia* sect. *Leprosae*（T. C. Ku）Y. M. Shui）、（9）无翅组（*Begonia* sect. *Sphenanthera*）。《云南植物志》沿用了上述 2002 年的处理方法，收录了云南省秋海棠植物 93 种，根据子房室数、胎座类型、果实类型及开裂方式、花被片数目及相态等特征划分出除等翅组外的 8 组（黄素华和税玉民，2006）。

目前，在形态学研究方面，利用扫描电镜（SEM）能够看到更微观的植物各部分的形态，包括花粉、种子、孢子（Wilhelm，1981；Barthlott，1982；税玉民等，1999；Juan 等，2000；陈微等，2007；Kasem，2011；Rajbhandary，2012）等，为植物分类学及系统学研究方面提供了一定的帮助。种子形态具有一定的稳定性，在秋海棠属中已为植物分类学和系统学研究方面提供了重要的信息（Bouman 和 Lange，1982；Lange 和 Bouman，1991，1999；Rajbhandary 和 Shrestha，2010）。秋海棠属种子因周围有一圈领细胞（图 1，B：CC）和多边形的其他种皮细胞（图 1，B：OTC），同时在领细胞上部或萌发孔周围有种盖结构（图 1，B：O）区别于其他开花植物的种子（Lange 和 Bouman，1991）。在种子萌发时，种盖与领细胞之间会裂开（Bouman 和 Lange，1982）。由于秋海棠种子较小，尘埃状，常被称作微体种子，但其外部形态展示了重要的变异（Rajbhandary 和 Shrestha，2010）。近几年国内外利用扫描电镜（SEM）对秋海棠种子进行了一定的研究，Lange 和 Bouman（1991，1999）通过测量非洲和新热带地区的秋海棠种子的尺寸及观察种子的表皮纹饰，阐述了种子尺寸及表皮纹饰在秋海棠属植物分种，甚至在分组上有一定的意义，但没有对全部秋海棠属种子独特的领细胞进行测量以及种盖形态进行观察和详细的描述。目前，中国国内及邻国越南秋海棠属种子形态缺乏系统性的研究，在种子表皮纹饰方面也涉及甚少，中国秋海棠属种子与其他大洲的秋海棠属种子在尺寸、形状和表皮纹饰上是否相同，对中国秋海棠属的分类是否有指导意义有待进一步的探索。所以希望通过此次研究为中国秋海棠属在分类学和系统学方面研究提供一定的资料和证据，以期达到以下的目的：（1）报道秋海棠部分种类的表皮纹饰特征；（2）探讨表皮纹饰特征对中国秋海棠属在属下或种级别上的划分意义；（3）分析秋海棠表皮特征的系统学意义。

1　材料和方法

1.1　实验材料

采集云南、广西、四川、海南及来自越南的 47 种秋海棠成熟种子。根据 Shui 等（2002）的分类系统，sect. *Coelocentrum* 13 种，sect. *Platycentrum* 15 种，sect. *Diploclinium* 10 种，sect. *Reichenheimia* 3 种，sect. *Sphenanthera* 2 种，sect. *Leprosae* 1 种，sect. *Petermannia* 1 种以及未知的两种，但限于 sect. *Alicida* 和 sect. *Parvibegonia* 没有采集到相应的种子，故在此不做讨论。其中，*Begonia acetosella* Craib、*Begonia edulis* H. Lév.、*Begonia laminariae* Irmsch. 分别采集了不同居群的材料（表 1）。

1.2 实验方法

（1）种子宏观形态观察：在野外采集植株生长正常的成熟果实，自然干燥后，选取饱满的种子，用光学显微镜 Leica S8APO 观察种子的形状并拍照。每个物种取30粒种子进行观察并测量长、宽、领细胞长三个特征值。用 EXCEL 统计并取平均值进行分析，其中，LW 代表种子的长宽比，CS 代表领细胞长/种子长。

（2）种子微观形态观察：将种子用清水清洗自然干燥，用导电胶粘于样品台上，喷金镀膜 2 min 后在 Hitachi S-4800 扫描电镜（SEM）下观察种子的表皮纹饰并拍照，每种选取 1~3 粒，参考刘长江等（2004）的术语对种子表皮纹饰类型进行描述。

1.3 数据分析方法

用 EXCEL 统计并取平均值进行分析，其中，LW 代表种子的长宽比，CS 代表领细胞长/种子长。对各个特征归类并进行不同等级的划分，由于形状，纹饰等为质量性状不能够与长，宽等数量性状进行联合分析，所以需要进行赋值，通过对各个特征值不同三种距离的划分，即分别以 50，100 或 150 为一等级并检验，选取最佳划分方案（表 2）在赋值后进行主成分分析（Principal component analysis，PCA）（表 3）和在 SPSS16.0 中分层聚类分析（Hierarchical cluster analysis）建树（图 3），最后根据分析结果讨论种子的形状、大小、领细胞长度和表皮纹饰等不同性状在秋海棠属植物分类学上的意义。

2 结果

2.1 种子形态和结构特征

2.1.1 种子的形状　中国秋海棠属种子在结构和形态上表现出了丰富的多样性（表 4）。形状描述参照分类学协会描述性术语委员会（Systematics Association Committee for Descriptive Terminology，1962）的描述性术语，种子形状可分为椭球状、倒卵状和宽倒卵状三种：

（1）椭球状（Ellipsoidal）：种脐朝下，种子的上下形状近似。长宽比 2∶1-3∶2，表面轮廓为椭圆形（图 1：A）。

表 1 中国和越南秋海棠属植物种子微形态观察的材料来源及凭证标本

Table 1 *Begonia* seeds materials from China and Vietnam used in the study

分类群 Taxa	组 Section	采集地 Locality	采集人 Collector	采集号 Collection number
无翅秋海棠 *B. acetosella* Craib-1	SPH	云南勐海 Yunnan-Menghai, China	田代科	s. n.
无翅秋海棠 *B. acetosella* Craib-2	SPH	云南河口 Yunnan-Hekou, China	税玉民等	94388
桂南秋海棠 *B. austroguangxiensis* Y. M. Shui & W. H. Chen	COE	广西龙州 Guangxi-Longzhou, China	税玉民等	B2005-046
金平秋海棠 *B. baviensis* Gagnepain	PLA	越南，菊芳 Cúc Phương, Vietnam	N. Q. Nguyen 等	CK-064
双花秋海棠 *B. biflora* T. C. Ku	COE	云南麻栗坡 Yunnan-Malipo, China	税玉民等	44123
越南秋海棠 *B. bonii* Gagnepain	COE	越南，菊芳 Cúc Phương, Vietnam	N. Q. Nguyen 等	CK-079
昌感秋海棠 *B. cavaleriei* H. Léveillé	DIP	云南麻栗坡 Yunnan-Malipo, China	税玉民等	B2005-164
卷毛秋海棠 *B. cirrosa* L. B. Smith & D. C. Wasshausen	COE	云南富宁 Yunnan-Funing, China	税玉民等	B2005-155
大围山秋海棠 *B. daweishanensis* S. H. Huang & Y. M. Shui	PLA	广西靖西 Guangxi-Jingxi, China	税玉民等	B2005-137
大新秋海棠 *B. daxinensis* T. C. Ku	COE	广西大新 Guangxi-Daxin, China	税玉民等	B2005-095
川边秋海棠 *B. duclouxii* Gagnepain	PLA	云南昭通 Yunnan-Zhaotong, China	税玉民等	s. n.
食用秋海棠 *B. edulis* H. Léveillé-1	PLA	广西龙州 Guangxi-Longzhou, China	税玉民等	B2005-038
食用秋海棠 *B. edulis* H. Léveillé-2	PLA	广西宁明 Guangxi-Ningming, China	税玉民等	B2005-062
方氏秋海棠 *B. fangii* Y. M. Shui & C. I Peng	COE	广西龙州 Guangxi-Longzhou, China	税玉民等	B2013-509
紫背天葵 *B. fimbristipula* Hance	DIP	云南河口 Yunnan-Hekou, China	税玉民等	83059
圭山秋海棠 *B. guishanensis* S. H. Huang & Y. M. Shui	DIP	云南石林 Yunnan-Shilin, China	税玉民等	31862
海南秋海棠 *B. hainanensis* Chun & F. Chun	PET	海南陵水 Hainan-Lingshui, China	税玉民等	B2011-044
大香秋海棠 *B. handelii* Irmscher	SPH	云南河口 Yunnan-Hekou, China	税玉民等	94497
掌叶秋海棠 *B. hemsleyana* J. D. Hooker	PLA	云南元阳 Yunnan-Yuanyang, China	税玉民等	46101
独牛 *B. henryi* Hemsley	REI	云南永胜 Yunnan-Yongsheng, China	税玉民等	s. n.
黄氏秋海棠 *B. huangii* Y. M. Shui & W. H. Chen	COE	云南个旧 Yunnan-Gejiu, China	税玉民等	92638

续表 1　Table 1 continued

分类群 Taxa	组 Section	采集地 Locality	采集人 Collector	采集号 Collection number
圆翅秋海棠 *B. laminariae* Irmscher-1	PLA	云南河口 Yunnan-Hekou, China	税玉民等	94463
圆翅秋海棠 *B. laminariae* Irmscher-2	PLA	云南西畴 Yunnan-Xichou, China	税玉民等	XC021
癞叶秋海棠 *B. leprosa* Hance	LEP	广西隆安 Guangxi-Longan, China	税玉民等	B2005-074
蕺叶秋海棠 *B. limprichtii* Irmscher	PLA	四川峨眉 Sichuan-Emei, China	税玉民等	B2012-036
石生秋海棠 *B. lithophila* C. Y. Wu	REI	云南石林 Yunnan-Shilin, China	税玉民等	B2014-023
刘演秋海棠 *B. liuyanii* C. I Peng *et al.*	COE	广西龙州 Guangxi-Longzhou, China	税玉民等	B2005-051
粗喙秋海棠 *B. longifolia* Blume	DIP	越南，菊芳 Cúc Phương, Vietnam	N. Q. Nguyen 等	CK-170
罗城秋海棠 *B. luochengensis* S. M. Ku *et al.*	COE	广西罗城 Guangxi-Luochen, China	税玉民等	B2003-134
鹿寨秋海棠 *B. luzhaiensis* T. C. Ku	COE	广西鹿寨 Guangxi-Luzhai, China	税玉民等	s. n.
孟连秋海棠 *B. menglianensis* Y. Y. Qian	PLA	云南西盟 Yunnan-Ximeng, China	税玉民等	B2012-018
山地秋海棠 *B. oreodoxa* Chun & F. Chun ex C. Y. Wu & T. C. Ku	PLA	云南河口 Yunnan-Hekou, China	税玉民等	82879
鸟叶秋海棠 *B. ornithophylla* Irmscher	COE	广西宁明 Guangxi-Ningming, China	税玉民等	B2005-060
小叶海棠 *B. parvula* H. Léveillé & Vaniot	REI	广西隆安 Guangxi-Longan, China	税玉民等	B2005-084
掌裂叶海棠 *B. pedatifida* H. Léveillé	PLA	四川峨眉 Sichuan-Emei, China	税玉民等	B2012-037
多毛秋海棠 *B. polytricha* C. Y. Wu	PLA	云南绿春 Yunnan-Luchun, China	税玉民等	81676
光滑秋海棠 *B. psilophylla* Irmscher	PLA	云南马关 Yunnan-Maguang, China	税玉民等	94776
假厚叶秋海棠 *B. pseudodryadis* C. Y. Wu	COE	云南河口 Yunnan-Hekou, China	税玉民等	94729
圆叶秋海棠 *B. rotundilimba* S. H. Huang & Y. M. Shui	DIP	云南屏边 Yunnan-Pingbian, China	税玉民等	94479
刚毛秋海棠 *B. setifolia* Irmscher	DIP	云南屏边 Yunnan-Pingbian, China	税玉民等	92428
粉叶秋海棠 *B. subhowii* S. H. Huang	PLA	云南麻栗坡 Yunnan-Malipo, China	税玉民等	B2005-014
四裂叶秋海棠 *B. tetralobata* Y. M. Shui	PLA	云南河口 Yunnan-Hekou, China	税玉民等	94838
截叶秋海棠 *B. truncatiloba* Irmscher	PLA	越南，沙巴 Sa Pa, Vietnam	N. Q. Nguyen 等	CK-570
伞叶秋海棠 *B. umbraculifolia* Y. Wan & B. N. Chang	COE	广西大新 Guangxi-Daxin, China	税玉民等	B2005-086
少瓣秋海棠 *B. wangii* T. T. Yu	DIP	云南富宁 Yunnan-Funing, China	税玉民等	B2005-031
文山秋海棠 *B. wenshanensis* C. M. Hu ex C. Y. Wu & T. C. Ku	DIP	越南沙巴 Sa Pa, Vietnam	N. Q. Nguyen 等	CK-607
习水秋海棠 *B. xishuiensis* T. C. Ku	DIP	广西习水 Guangxi-Xishui, China	税玉民等	s. n.
宿苞秋海棠 *B. yui* Irmscher	DIP	云南元阳 Yunan-Yuanyang, China	税玉民等	85675
秋海棠属未知种一 *Begonia* sp.-1	UNK	广西德保 Guangxi-Debao, China	税玉民等	B2005-114
秋海棠属未知种二 *Begonia* sp.-2	UNK	越南，三岛 Tam Đảo, Vietnam	N. Q. Nguyen 等	CK-431

Notes: COE: *Begonia* sect. *Coelocentrum* Irmsch.; PET: *Begonia* sect. *Petermannia* (Klotzsch) A. DC.; DIP: *Begonia* sect. *Diploclinium* (Wight) A. DC.; REI: *Begonia* sect. *Reichenheimia* (Klotzsch) A. DC.; PLA: *Begonia* sect. *Platycentrum* (Klotzsch) A. DC.; LEP: *Begonia* sect. *Leprosae* (T. C. Ku) Y. M. Shui; SPH: *Begonia* sect. *Sphenanthera* (Hassk) Warb; UNK: Unkonwn

表 2　秋海棠属植物种子用于聚类分析的各特征赋值明细

Table 2　Characters assignment details of *Begonia* seeds used in cluster analyses

种子特征 Seed characters	特征赋值 Character states
种子形状 Shape of seed	1：椭球状（ellipsoidal）；2：倒卵状（obvoid）；3：宽倒卵状（broadly obvoid）
长 Length	1：250~350 μm；2：351~450 μm；3：451~550 μm；4：≥551 μm
宽 Width	1：170~220 μm；2：221~270 μm；3：271~320 μm；4：≥321 μm
领细胞长 Length of collar cell	1：70~170 μm；2：171~270 μm；3：≥271 μm
长宽比（LW）Length/Width	1：1.3~1.5；2：1.51~1.7；3：≥1.71
领细胞长/种子长（CS） Length of collar cell/Length	1：0.2~0.4；2：0.41~0.6；3：≥0.61
种盖形状 Shape of operculum	1：短棒状（short-claviform）；2：火山口状（broadly nipple-shaped）；3：坛口状（obtuse）

表3 中国和越南秋海棠属植物种子7个特征值的PCA分析

Table 3 PCA analysis of the 7 component in *Begonia* seeds from China and Vietnam

特征值 Characters	初始值 Initial eigenvalues		
	特征根 Total	占特征根总和的百分比 % of variance	累计贡献率 Cumulative %
形状 Shape of seed	3.913	55.903	55.903
种盖形状 Shape of operculum	1.069	15.266	71.168
长 Length	0.723	10.329	81.497
宽 Width	0.555	7.926	89.423
领细胞长 Length of collar cell	0.409	5.843	95.267
长宽比 Length/Width	0.222	3.165	98.432
领细胞长/种子长 Length of collar cell/Seed length	0.110	1.568	100.000

特征根：各主成分所提供的信息量

（2）倒卵状（Obvoid）：种脐朝下，种子上宽下窄。长宽比2∶1–3∶2，表面的轮廓为倒卵形（图1：B）。

（3）宽倒卵状（Broadly obvoid）：种脐朝下，种子上宽下窄。长宽比6∶5–1∶1，与倒卵形相比，表面的轮廓更宽（图1：C）。

2.1.2 种子的大小 种子最大的是*B. fangii* Y. M. Shui & C. I Peng为600×302 μm，最小是*B. edulis*为262–310×178–191 μm。领细胞最短的为采集于广西省宁明县的*B. edulis*为88 μm，最长是*B. bonii* Gagnep.，为292 μm。种子长宽比LW为1.3（*B. pedatifida* H. Lév.）~2（*B. fangii*）。种子的领细胞长/种子长CS为0.3（*B. daweishanensis* S. H. Huang & Y. M. Shui、*B. psilophylla* Irmsch.、*B. lithophila* C. Y. Wu等）~0.6（*B. bonii*）。根据Shui等（2002）的分类系统，在分组级别上，sect. *Coelocentrum*的种子最大，约486×282 μm，长宽比LW也为最 大，约为1.7；种子最小的是sect. *Sphenanthera*，约347×218 μm，长宽比LW最小为1.5（sect. *Platycentrum*）。

2.2 种子微观形态特征

2.2.1 种子的种盖特征 种子种盖的形状可分为三种类型，短棒状、火山口状和坛口状（图2）。侧膜组的13种秋海棠全为不突出的坛口状，秋海棠属的其他组都包含了上述三种类型的种盖。

（1）短棒状（Short-claviform）：种盖明显的短棒状突起，突起部分如直立起来的短的棍棒，能够与领细胞明显的区分。如*B. duclouxii* Gagnep.的种盖皱缩特别明显，凸起部分明显与火山口状相比较细短，与领细胞明显区分（图1：D）。

（2）火山口状（Broadly nipple-shaped）：种盖与短棒状种盖相比，突起的趋势较弱，突起的部分如短粗的圆柱，比短棒状更宽，皱缩并不明显，但与领细胞仍能明显区分。如*B. fimbristipula* Hance的种盖与短棒状相比更宽大，有微弱皱缩的趋势（图1：E）。

（3）坛口状（Obtuse）：种盖几乎没有突起的趋势，没有突出的种盖，种盖几乎与领细胞融为一体。种盖与其他两种形状相比膨大，皱缩趋势特别不明显，如*B. fangii*种盖为坛口状，不突出（图1：F）。

2.2.2 种子的表皮微形态特征 种子的微形态特征多样（种子的微形态特征详见表3）。种子表皮纹饰的描述参考刘长江（2004）对中国植物种子形态学的研究。根据表皮纹饰的形态，纹饰可以分为四种类型：

（1）条纹状（Straight striae）：包括长条纹和短条纹。规则凸起棱横条状或竖条状，平行或是杂乱排列（图1：G）。

（2）波浪状纹（Undulated striae）：包括短波浪状条纹和长波浪状条纹，凸起的棱呈波浪状，条纹平行或是杂乱排列（图1：H）。

（3）圆点状纹（Rounded Punctum）：为圆点状凸起，较大的规则点状凸起呈近似块状凸起，同时包含各种不规则的点状突起的纹饰（图1：I）。

（4）人字状纹（Herringbone-shaped punctum）：成“人”字形突起，较小的人字状点纹近似于三角形块状突起（图1：J）。秋海棠种内，种子表皮纹饰是由以上四种纹饰随机全部或部分结合而成。

表 4　中国和越南秋海棠属种子形态特征及其表皮纹饰

Table 4　Seed morphological characters and epidermal ornamentations of *Begonia* from China and Vietnam

种名 Taxa	形状 Seed shape	大小 Size/μm		领细胞长 Length of collar cells /μm	长宽比 L/W	领细胞长/种子长 C/S	种盖形状 Shape of operculum	种子表皮纹饰 Ornamentation		
		长 L	宽 W					种盖纹饰 Operculum	领细胞纹饰 Collar cells	其他种皮细胞纹饰 The other testa cells
B. acetosella-1	倒卵状 Obvoid	425	254	179	1.7	0.4	短棒状 Short-Claviform	US	US+SS+HP	S-US+HP
B. acetosella-2	倒卵状 Obvoid	318	265	183	1.5	0.4	短棒状 Short-Claviform	S-US+HP	S-SS+HP	RP+HP
B. austroguangxiensis	宽倒卵状 Broadly obvoid	338	233	152	1.5	0.5	坛口状 Obuse	SS+US	S-US+SS	S-US+SS
B. baviensis	倒卵状 Obvoid	337	207	139	1.6	0.4	短棒状 Short-Claviform	L-US	L-US	S-US+HP
B. biflora	椭球状 Ellipsoidal	496	273	219	1.8	0.4	坛口状 Obuse	L-US	US+HP	S-US+HP
B. bonii	椭球状 Ellipsoidal	475	304	292	1.6	0.6	坛口状 Obuse	SS	SS	S-US+HP
B. cavaleriei	倒卵状 Obvoid	477	297	174	1.6	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS	S-SS+RP+HP	S-US+HP
B. cirrosa	椭球状 Ellipsoidal	508	275	195	1.8	0.4	坛口状 Obuse	L-SS	US	US+SS
B. daweishanensis	椭球状 Ellipsoidal	347	194	119	1.8	0.3	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS+S-US	SS	S-US+HP
B. daxinensis	倒卵状 Obvoid	474	270	199	1.8	0.4	坛口状 Obuse	SS	S-SS+HP	S-US+HP
B. duclouxii	倒卵状 Obvoid	338	215	151	1.6	0.5	短棒状 Short-Claviform	US+SS	S-US+HP	S-US+HP
B. edulis-1	宽倒卵状 Broadly obvoid	275	191	109	1.4	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS	SS	S-US+HP
B. edulis-2	宽倒卵状 Broadly obvoid	262	178	88	1.5	0.3	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS	S-US+SS	S-US+HP
B. fangii	椭球状 Ellipsoidal	600	302	237	2	0.4	坛口状 Obuse	L-SS	S-SS	SS
B. fimbristipula	倒卵状 Obvoid	371	230	178	1.6	0.5	火山口状 Broadly nipple-shaped	S-US+HP	S-SS+RP	S-SS+RP
B. guishanensis	倒卵状 Obvoid	372	236	156	1.6	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	S-US	US	S-SS+RP+HP
B. hainanensis	倒卵状 Obvoid	373	240	156	1.6	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS	S-SS+RP	US
B. andelii	倒卵状 Obvoid	299	193	130	1.5	0.4	短棒状 Short-Claviform	S-SS+S-US	S-SS+HP	S-US+HP
B. hemsleyana	倒卵状 Obvoid	288	188	114	1.5	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS+US	US	S-US+HP
B. henryi	倒卵状 Obvoid	370	204	141	1.8	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS	S+US	S-US+HP
B. huangii	椭球状 Ellipsoidal	485	295	191	1.6	0.4	坛口状 Obuse	SS	SS+S-US	S-US+L-SS
B. laminariae-1	倒卵状 Obvoid	330	207	127	1.6	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS+S-US	US	S-SS+S-US
B. laminariae-2	倒卵状 Obvoid	346	220	132	1.6	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS+US	S-SS+S-US	S-US+HP
B. leprosa	宽倒卵状 Broadly obvoid	379	255	146	1.5	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	US	S-US+HP	S-US+HP
B. limprichtii	倒卵状 Obvoid	291	194	141	1.5	0.5	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS	SS	S-US+HP

续表 4 Table 4 continued

种名 Taxa	形状 Seed shape	大小 Size/μm		领细胞长 Length of collar cells /μm	长宽比 L/W	领细胞长/种子长 C/S	种盖形状 Shape of operculum	种子表皮纹饰 Ornamentation		
		长 L	宽 W					种盖纹饰 Operculum	领细胞纹饰 Collar cells	其他种皮细胞纹饰 The other testa cells
B. lithophila	倒卵状 Obvoid	453	249	156	1.8	0.3	坛口状 Obuse	US+S-SS	SS	SS
B. liuyanii	椭球状 Ellipsoidal	428	246	183	1.7	0.4	坛口状 Obuse	SS	S-SS	S-SS+S-US
B. longifolia	宽倒卵状 Broadly obvoid	290	197	126	1.5	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	S-US+RP	S-US+RP	S-SS+HP
B. luochengensis	椭球状 Ellipsoidal	464	264	170	1.6	0.4	坛口状 Obuse	S-US+SS	S-US+SS	S-US+SS
B. luzhaiensis	椭球状 Ellipsoidal	495	308	187	1.6	0.4	坛口状 Obuse	US	US	S-US+HP
B. menglianensis	倒卵状 Obvoid	368	233	132	1.6	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	S-US+SS	S-SS+S-US	S-US+HP
B. oreodoxa	倒卵状 Obvoid	432	242	204	1.8	0.5	火山口状 Broadly nipple-shaped	S-US+HP	S-US+HP	RP+HP
B. ornithophylla	椭球状 Ellipsoidal	489	294	217	1.7	0.4	坛口状 Obuse	US+SS	S-SS+HP	S-US+HP
B. parvula	倒卵状 Obvoid	267	178	94	1.5	0.4	短棒状 Short-Claviform	US+HP	S-US+HP	S-US+HP
B. pedatifida	宽倒卵状 Broadly obvoid	297	221	138	1.3	0.5	短棒状 Short-Claviform	US	S-US+S-SS	S-US+HP
B. polytricha	椭球状 Ellipsoidal	374	221	137	1.7	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	S-US+SS	S-US+SS	S-US+HP
B. psilophylla	倒卵状 Obvoid	449	274	123	1.6	0.3	坛口状 Obuse	SS	US	S-US+HP
B. pseudodryadis	椭球状 Ellipsoidal	518	323	195	1.6	0.4	坛口状 Obuse	SS	SS	US
B. rotundilimba	宽倒卵状 Broadly obvoid	318	220	131	1.4	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS	S-US+RP	S-US+HP
B. setifolia	倒卵状 Obvoid	329	208	148	1.6	0.5	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS+US	SS+US	S-US+HP
B. subhowii	宽倒卵状 Broadly obvoid	401	282	184	1.4	0.5	短棒状 Short-Claviform	SS	US	US
B. tetralobata	椭球状 Ellipsoidal	464	289	191	1.6	0.4	坛口状 Obuse	SS+US	US	US
B. truncatiloba	宽倒卵状 Broadly obvoid	357	240	112	1.5	0.3	短棒状 Short-Claviform	S-US+HP	S-US+HP	S-US+HP
B. umbraculifolia	椭球状 Ellipsoidal	465	284	193	1.6	0.4	坛口状 Obuse	S-US+HP	US	S-US+HP
B. wangii	倒卵状 Obvoid	508	319	193	1.6	0.4	坛口状 Obuse	SS	S-US+HP	S-US
B. wenshanensis	倒卵状 Obvoid	298	193	128	1.5	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	US	S-SS+HP	S-US+HP
B. xishuiensis	倒卵状 Obvoid	335	209	125	1.6	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	SS+US	SS+S-US	S-US+HP
B. yui	椭球状 Ellipsoidal	476	275	173	1.7	0.4	短棒状 Short-Claviform	SS	S-SS+S-US	S-SS+S-US+HP
Begonia. sp-1	宽倒卵状 Broadly obvoid	310	215	133	1.4	0.4	短棒状 Short-Claviform	SS	SS	S-US+HP
Begonia. sp-2	倒卵状 Obvoid	394	225	142	1.8	0.4	火山口状 Broadly nipple-shaped	S-SS+S-US+HP	S-SS+RP	S-SS+RP+HP

Notes：SS（Straight striae）：直条纹状；US（Undulatedstriae）：波浪状纹；RP（Roundedpunctum）：圆点纹；HP（Herringbone-shapedpunctum）：人字状点纹；L（Long）：长；S（Short）：短。

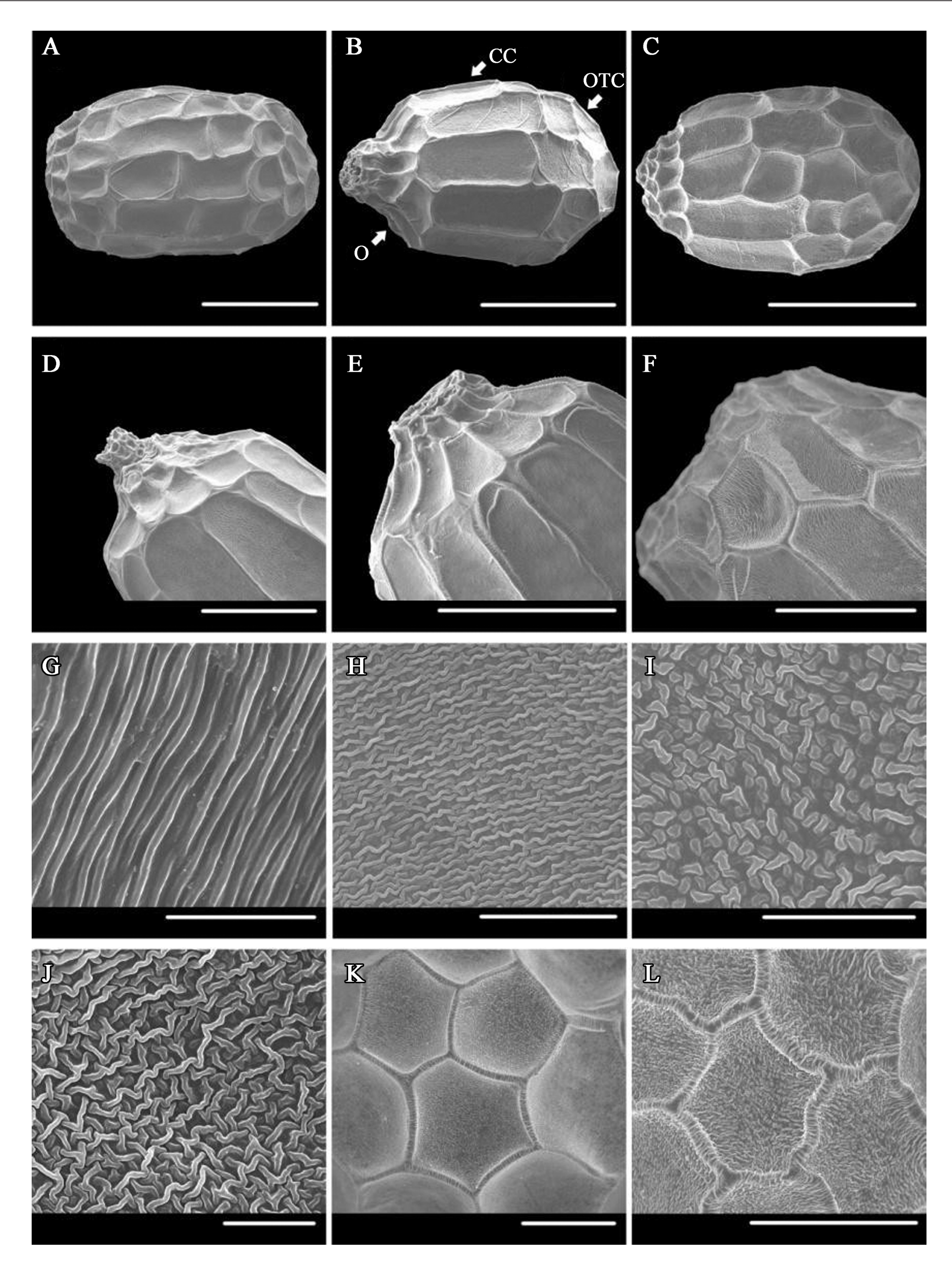


图 1　中国和越南秋海棠属植物种子电镜扫描的主要微形态特征

A-C：种子形状，A. 椭球状：罗城秋海棠；B. 倒卵状：无翅秋海棠；C. 宽倒卵状：癞叶秋海棠；D-F：种盖形状，D. 短棒状：香花秋海棠；E. 火山口状：食用秋海棠；F. 坛口状：鹿寨秋海棠；G-J，纹饰，G. 规则平行长条纹：石生秋海棠；H. 规则平行波浪状长条纹：无翅秋海棠；I. 多皱状点纹：无翅秋海棠；J. 人字状点纹及波浪状短条纹：无翅秋海棠；K-L：垂周壁类型，K. 规则型：山地秋海棠；L. 波浪状：无翅秋海棠（比例尺：A，B，C = 200 μm；D，E，F = 100 μm；K = 50 μm；H，I，L = 10 μm；G，J = 5 μm；O：种盖；CC：领细胞；OTC：其他种皮细胞）

Fig. 1　SEM micromorphology of seed in *Begonia* from China and Vietnam

A-C, Seed shape：A. Ellipsoidal：*B. luochengensis*；B. Obvoid：*B. acetosella*-2；C. Broadly obvoid：*B. leprosa*；D-F, Shape of operculum：D. Short-Claviform：*B. handelii*；E. Broadly nipple-shaped：*B. edulis*-1；F. Obtuse：*B. luzhaiensis*；G-J, Ornamentations：G. Regular parallel long straight striae：*B. lithophila*；H. Parallel long undulated striae：*B. acetosella*-1；I. Rambling punctum：*B. acetosella*-2；J. Herringbone-shaped punctum and short undulated striae：*B. acetosella*-1；K-L, Anticlinal walls：K. Regular：*B. oreodoxa*；L. Undulated：*B. acetosella*-2. Notes：O：Operculum；CC：Collar cells；OTC：The other testa cells.（Scale bar：A，B，C = 200 μm；D，E，F = 100 μm；K = 50 μm；H，I，L = 10 μm；G，J = 5 μm）



图2 光镜下部分秋海棠属种子的外部形态

A. 大围山秋海棠；B. 川边秋海棠；C. 圭山秋海棠；D. 海南秋海棠；E. 香花秋海棠；F. 掌叶秋海棠；G. 黄氏秋海棠；H. 掌裂秋海棠；I. 假厚叶秋海棠；J. 圆叶秋海棠；K. 文山秋海棠；L. 罗城秋海棠（比例尺：=1 μm）

Fig. 2 External morphology of some *Begonia* seeds under LM

A. *B. daweishanensis*; B. *B. duclouxii*; C. *B. guishanensis*; D. *B. hainanensis*; E. *B. handelii*; F. *B. hemsleyana*; G. *B. huangii*; H. *B. pedatifida*; I. *B. pseudodryadis*; J. *B. rotundilimba*; K. *B. wenshanensis*; L. *B. luochengensis* (Scale bar: =1 μm)

种盖、领细胞和其他种皮细胞三部分的纹饰并不统一为以上四种类型纹饰中任何一种。在组级别上，各组秋海棠在表皮纹饰上似没有一定的规律。

2.2.3 种子表皮垂周壁特征 种子的垂周壁（Anticlinal walls）在秋海棠中分为两种类型：

（1）规则状（Regular）：垂周壁，即种皮细胞之间的脊状突起为规则平滑状或是直线状。*B. bonii*、*B. daweishanensis*、*B. hemsleyana* Hook. f.、*B. acetosella*、*B. hainanensis* Chun & F. Chun 都为规则型的垂周壁（图1：K）。

（2）波浪状（Undulated）：垂周壁呈不规则波浪状延伸，皱缩状。波浪状垂周壁包括起伏比较剧烈的大波浪状垂周壁和起伏较弱的小波浪状垂周壁，如 *B. parvula* 等其他种皮细胞垂周壁起伏明显，细胞内部有明显的下凹。*B. xishuiensis* T. C. Ku 等其他种皮细胞的垂周壁起伏不明显，但仍然有微弱的波浪状起伏（图 1：L）。

2.3　主成分分析及聚类分析结果

在 SPSS16.0 软件，对不同的种子特征进行赋值（表 2）后进行 PCA 分析，分析的结果发现种子形状、种盖形状和种子长度三个特征值的累积占总方差的 81.5%，其他几个特征值的贡献越来越少，不足 10%（表 3）。

根据 PCA 分析结果，将赋值后的种子形状、种盖形状和种子长度三个特征值为参照值进行分层聚类。从树状图可看出（图 3），所有秋海棠一共分为两个分支，分支Ⅰ中有 28 种秋海棠，分支Ⅱ中有 19 种秋海棠，其中侧膜组（13 种）全部位于分支Ⅱ中。同时，不同居群的同一种秋海棠，*B. edulis*、*B. laminariae* 和 *B. acetosella* 的种子在居群之间种子形状、种盖形状和种子长度三个特征相关性距离系数小于 5，稳定性较高（图 3）。

3　结论与讨论

3.1　秋海棠属种子形态在种内具有较高的一致性

根据三种来自不同居群的秋海棠种子微形态来看，种子形态、大小具有较高的一致性和稳定性。如来自不同居群的 *B. acetosella* 种子形状都为倒卵状，种盖为突出的短棒状；不同居群的 *B. edulis* 种子形状都为宽倒卵状，具较突出的火山口状的种盖；*B. laminariae* 来自不同居群的种子形状都为倒卵状，都具较突出的火山口状的种盖，种子表皮纹饰几乎相同（表 4）。同时，聚类分析的树状图中，以上 3 种分别在最小距离上聚为一支（图 3），表明种子形态，特别是种子形状，种盖形状和种子大小在种内具有较高的一致性。

3.2　种盖形状及纹饰为形态相似种的区分提供了一定的线索

种盖形状及纹饰在形态相近种间表现出一定的差异。在 sect. *Diploclinium* 中，*B. cavaleriei* H. Lév. 和 *B. wangii* Yu 都具有下垂的光滑果实，三翅都不明显，但二者在种子微形态上存在着一定的差异，*B. cavaleriei* 的种子大小约为 477×297 μm，种盖形状为较突出的火山口状，其他种皮细胞的纹饰为波浪状短条纹和人字状点纹，*B. wangii* 的种子大小约为 508×319 μm，种盖形状为不突出的坛口状，其他种皮细胞为较规则波浪短条纹，同时垂周壁的脊处为平行直条纹。因此，通过种盖形状及其他种皮细胞的纹饰，可区分上述二者。但种盖的形状及纹饰是否作为划分形态相似种的划分依据需得到更多材料进行研究和讨论。

3.3　秋海棠属种子形态的聚类分析结果与以胎座形状为依据的属下等级的划分不完全一致

秋海棠属种子，其形状、大小、种盖形状以及表皮纹饰各异，呈现出较大的多样性，但基于种子形状和大小的聚类分析结果与依据胎座形状的组的划分（Shui 等，2002）不完全一致。如图 3 中，分支Ⅰ包含了多个组的秋海棠种类，并且排列混乱，无一定规律，分支Ⅱ包含了侧膜组的 12 个种（除 *B. austroguangxiensis* Y. M. Shui & W. H. Chen 外），并占分支Ⅱ（19 种）的 63%，在最小距离上显示出了形态的高度一致性，原因可能是位于分支Ⅱ中秋海棠的生长环境相似，都为石生环境或是树生（*Begonia yui* Irmsch. 着生于树上）。

另外，基于种子形状和大小的聚类分析结果与按地区进行组的划分也不完全一致。非洲、美洲和中国都有标准的秋海棠属种子形状的种类（Figure 1 in Lange 和 Bouman，1999），如美洲的 *B. cadiocarpa* Liebm.、非洲的 *B. dregei* Otto & A. Dietr.（Lange 和 Bouman，1991，1999）与中国的 *B. daweishanensis* 和 *B. polytricha* 形状都为椭球状，种盖形状都为较突出的火山口状。

3.4　秋海棠属种子形态与其生长环境有一定的相关性

秋海棠属果实属于非典型果实，sect. *Platycentrum* 的果实形态决定了其传播方式为雨水传播，并由风力传播的类群进化而来（Tebbitt 等，2006）。通过对种子形态及生长环境的观察，种子的形态是对传播方式及生长环境的适应（Howe 和 Smallwoood，1982；Willson 和 Traveset，2000）。在秋海棠属中，sect. *Coelocentrum* 的生境大部分为石生环境，与生长于林下阴湿处的秋海棠其他种相比，环境较干旱，为了保证种子的萌发，

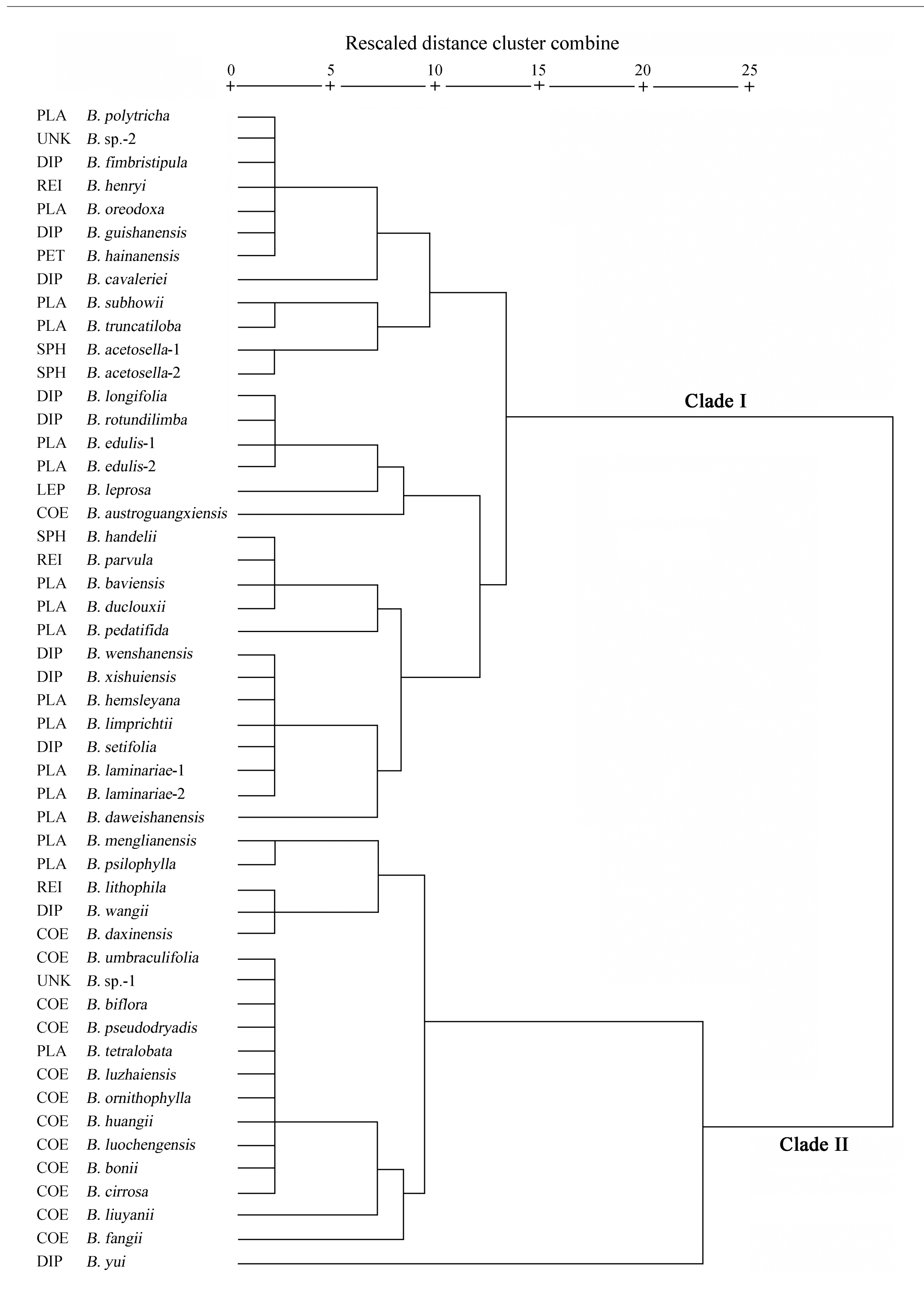


图 3　根据秋海棠属植物种子形状，种盖形状和长三个特征值在 SPSS16.0 中进行分层聚类的结果

Fig. 3　Clustering dendrogram based on SPSS 16.0 using the characters of shape, shape of operculum and length of *Begonia* seeds

生长于岩石上的秋海棠种子较难进行远距离传播落到其他环境中，大尺寸的种子更有利于其落到根系附近，并且抗旱能力更强，该组的种盖都为较钝的坛口状，从种子微形态特征可推测出，在种子传播的过程中，掉落在石缝或是岩石表面，不突出的种盖可能更能够保证种子的完整性，使其在与岩石触碰或嵌入石缝的过程中与其他种盖形状的种子相比在碰撞 的过程中可降低损坏的几率。同时，sect. *Coelocentrum* 所包含的种在全年果实都有成熟，可推断该组种子的传播方式主要为雨水传播，由于该组的蒴果下垂，有近相等的三翅，两个翅之间可以形成杯状，接住雨滴，当雨滴从杯状结构漏下，果实可以上下摇晃，种子通过摇晃散出。sect. *Diploclinium* 果实成熟期集中在每年的四月到十月，为雨水集中的时期，该组种子较小，一般认为主要通过雨水传播及风力传播，该组既包括生长于岩石上的秋海棠，也包括土生的秋海棠，蒴果直立或是下垂，有相等的三翅或不等的三翅，最大的翅受力面积大，在风吹过时蒴果会强烈摇晃，种子便可散出。另外，该组分布于尼泊尔的种群也通过风力进行传播（Rajbhandary 和 Shrestha，2010）。sect. *Platycentrum* 大部分可生于岩石上也可生于林下土中，与 sect. *Coelocentrum* 相比，生长环境潮湿，其传播方式可能主要为雨水传播。同时，该组中约80%的种子种盖形状突出或较突出，在种子掉落入土时，使其种子更容易插入土中，增加其萌发的几率，与 Tebbitt 等（2006）对该组的果实形态观察研究后所认为的该组传播方式为雨水传播相一致。Tebbitt 等（2006）认为 sect. *Sphenanthera* 果实为肉质的果实，传播方式雨水和动物传播。通过我们对种子形态观察和研究，发现该组种子尺寸最小，种盖形状都为突出的短棒状，更有利于种子插入土壤中，同时，该组果实无翅或具棱角状的翅，生长环境为林下阴湿地或灌丛，从而可推测种子的传播方式为雨水传播和动物传播。另外，该组在尼泊尔分布的秋海棠类群，种子的传播方式为动物传播（Rajbhandary 和 Shrestha，2010）。所以通过对秋海棠属种子的大小，纹饰等特征的主成分分析和聚类分析也可推断种子的形态及纹饰，特别是种盖形状可能与秋海棠的生长环境及传播方式有一定的相关性。

通过对中国及越南秋海棠属种子形态的初步分析，发现种子形态与其系统仍具有一定的相关性，但由于取样存在一定的局限性，所以有待收集更多的实验材料，并与秋海棠属的分子系统做进一步的相关性分析，以期更进一步说明秋海棠属种子微形态的系统学意义。

致谢　越南科学技术协会联盟植物保护中心［the Center for Plant Conservation（CPC）of Vietnam Union of Science and Technology Associations（VUSTA）］的 Nguyen Tien Hiep 教授和 Nguyen Quang Hieu 博士对野外工作给予大力支持，感谢中科院昆明植物所任宗昕博士和赵延会博士在电镜扫描上的帮助以及种子采集的相关人员们，万娟女士对文章的修改也提供了宝贵的建议。

〔参　考　文　献〕

谷粹芝，1999. 中国植物志 52 卷，第 1 分册［M］. 北京：科学出版社，126—269

黄素华，税玉民，2006. 云南植物志 12 卷［M］. 北京：科学出版社，186—227

吴征镒，路安民，汤彦承等，2003. 中国被子植物科属综论［M］. 北京：科学出版社，488—490

Barthlott W，1981. Epidermal and seed surface characters of plants：systematic applicability and some evolutionary aspects［J］. *Nordic Journal of Botany*，**1**：345—355

Bouman F，Lange AD，1982. Micromorphology of the seed coats in *Begonia* section *Squamibegonia* Warb［J］. *Acta Botanica Neerlandica*，**31**（4）：297—305

Chen W（陈薇），Liu KM（刘克明），Cai XZ（蔡秀珍）*et al*.，2007. Micromorphological features of seed surface of fourteen species in *Impatiens*（Balsaminaceae）in relation to their taxonomic significance［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**29**（6）：625—631

Doorenbos J，Sosef MSM，de Wilde JJFE，1998. *The Sections of Begonia，including descriptions，keys and species lists，in Studies in Begoniaceae VI*［M］. Wageningen Agricultural University Papers，**98**（2）：1—266

Forrest LL，Hollingsworth PM，2003. A recircumscription of *Begonia* based on nuclear ribosomal sequences［J］. *Plant Systematics and Evolution*，**241**：193—211

Hughes M，2008. *An annotated Checklist of Southeast Asian Begonia*［M］. Royal Botanic Garden Edingburgh，1—164

Howe HF，Smallwood J，1982. Ecology of seed dispersal［J］. *Annual Review of Ecology and Systematics*，**13**：201—228

Juan R，Pastor J，Fernandez I，2000. SEM and LEM microscope observation on fruit and seeds in Scrophulariaceae from southwest

Spain and their systematic significance [J]. *Annals of Botany*, **86**: 323—338

Kasem WT, Ghareeb A, Marwa E, 2011. Seed morphology and seed coat sculpturing of 32 taxa of family Brassicaceae [J]. *Journal of American Science*, **7** (2): 166—178

Ku TC, Peng CI, Turland NJ, 2007. Begoniaceae [A] // Wu ZY, Raven PH, Hong DY eds., *Flora of China* [M]. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, **13**: 153—207

Lange AD, Bouman F, 1991. Seed micromorphology of the genus *Begonia* in Africa: taxonomic and ecological implications [A] // J. J. F. E. de. Wild ed., *Studies in Begoniaceae III* [M]. Wageningen Agricultural University Papers, **90-4**: 1—81

Lange AD, Bouman F, 1999. *Seed Micromorphology of Neotropical Begonias* [M]. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press, 1—50

Liu CJ (刘长江), Lin Q (林祁), He JX (贺建秀), 2004. Methods and terminology of study on seed morphology from China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **24** (1): 178—188

Peng CI, Ku SM, Leong WC, 2005a. *Begonia liuyanii* (sect. *Coelocentrum*, Begoniaceae), a new species from limestone areas in Guangxi, China [J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, **46**: 245—254

Peng CI, Shui YM, Liu Y *et al*., 2005b. *Begonia fangii* (sect. *Coelocentrum*, Begoniaceae), a new species from limestone areas in Guangxi, China [J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, **46**: 83—89

Rajbhandary S, Shrestha KK, 2010. Taxonomic and ecological significance of seed micromorphology in Himalayan Begonias: SEM Analysis [J]. *Pakistan Journal of Botany*, *Special Issue* (S. I. Ali Festschrift), **42**: 135—154

Rajbhandary S, Hughes M, Shrestha KK, 2012. Pollen morphology of *Begonia* L. (Begoniaceae) in Nepal [J]. *Bangladdesh Journal of Plant Taxonomy*, **19** (2): 191—200

Shui YM (税玉民), Li QR (李启任), Huang SH (黄素华), 1999. Observation of leaf epidermis and its hair of *Begonia* from Yunnan [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **21** (3): 309—316

Shui YM, Peng CI, Wu CY, 2002. Synopsis of the Chinese species of *Begonia* (Begoniaceae), with a reappraisal of sectional delimitation [J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, **43**: 313—327

Smith LB, Wasshausen DC, Golding J *et al*., 1986. *Begoniaceae*, *Part I*: *Illustrated Key*, *Part II*: *Annotated Species List* [M]. Smithsonian Contributions to Botany, **60**: 1—584

Systematics Association Committee for Descriptive Terminology, 1962. Terminology of simple symmetrical plane shapes [J]. *Taxon*, **11**: 145—156, 245—247

Tebbitt MC, Forrest LL, Santoriello A *et al*., 2006. Phylogenetic relationships of Asian *Begonia*, with an emphasis on the evolution of rain-ballist and animal dispersal mechanisms in Sections *Platycentrum*, *Sphenanthera* and *Leprosae* [J]. *Systematic Botany*, **31** (2): 327—336

Tian DK, Li C, Yan YH *et al*., 2014. *Begonia intermedia*, a new species of Begoniaceae from Hainan China [J]. *Phytotaxa*, **166** (2): 114—122

Wilhelm B, 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects [J]. *Nordic Journal of Botany*, **1** (3): 345—355

Willson MF, Traveset, 2000. The ecology of seed dispersal [A] // *Seeds*: *The Ecology of Regeneration in Plant Communities* [M]. 2nd edition. School of Biological Sciences, University of Southampton, UK, 85—110